第42卷 第2期
2025年2月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 42 No. 2
Feb. 2025

毛乌素沙地不同立地条件沙柳生物量异速生长规律

王 岳[1,2,3]， 刘中华[4]， 于明含[4]， 贺 宇[5]， 郝 蕾[2,3]，
刘学瑶[2,3]， 安 骁[4]

（1. 安徽省通源环境节能股份有限公司，安徽 合肥 230000；2. 内蒙古财经大学资源与环境经济学院，内蒙古呼和浩特 010070；3. 祖国北疆资源利用与环境保护协调发展院士专家工作站，内蒙古 呼和浩特 010070；4. 北京林业大学水土保持学院，水土保持国家林业局重点实验室，北京 100083；5. 内蒙古自治区水利事业发展中心，内蒙古 呼和浩特 010020）

摘 要：为从生物量积累和分配的角度探究沙柳（*Salix psammophila*）对不同沙地环境条件的适应策略，揭示影响沙柳生物量分配的主要环境因子，为沙柳种群稳定性建设和可持续经营提供参考，选取沙丘迎风坡、背风坡、丘间地和平坦沙地4种立地类型的沙柳林为研究对象，测定各样地内沙柳代表株的丛生枝基径、长度和茎叶生物量，用标准主轴回归建立茎、叶生物量与基径、枝长的异速生长方程，以探明沙柳丛生枝尺度上茎叶生物量积累分配与个体尺寸的依赖关系；进一步通过主轴漂移的方法，检验茎叶生物量异速生长方程在不同立地类型条件下的差异，进而探讨环境条件对沙柳生物量积累和分配的影响。结果表明：（1）随丛生枝个体增大，沙柳茎生物量积累速率高于叶生物量积累速率，这一规律在各个立地类型间表现一致；（2）沙柳丛生枝茎、叶生物量分配在不同立地类型间差异显著，沙丘（迎风坡、背风坡）的叶生物量占丛生枝条生物量的比例显著高于丘间地和平坦沙地（$P<0.05$）；（3）造成沙柳生物量及其分配出现立地类型差异的主要土壤因子是土壤含水率，其中全剖面含水率（0~100 cm）与丛生枝生物量显著相关（$P<0.01$），深层土壤含水率（60~100 cm）与丛生枝地上生物量分配显著相关。沙柳的生物量积累与分配在不同立地类型间具有显著差异，深层土壤含水率比全剖面土壤含水率对生物量分配的影响更显著，基于本研究结果，未来可以通过适当人工干预以满足沙柳生长的水分要求，实现沙柳人工林种群的稳定发展。

关键词：毛乌素沙地；沙柳；生物量分配；立地类型；异速生长

植物个体不同器官的相互协调发展，是植物生长的重要生活史对策，各器官间的能量和物质分配等生物学特征受到多种环境条件影响，如光照、温度、水分和养分供应等[1-2]。根据功能平衡假说，当某一资源成为限制资源时，植物总是把代谢产物优先分配到能获得限制性资源的器官[3]，如光成为限制资源时，生物量资源将优先分配到枝和叶器官[4]；而养分或水分受限时，则优先分配到根器官[5-6]，基于不同器官间的生物量分配规律的探究，是理解植物生理生态适应机制的重要手段[7]。

植物生长的异速生长理论是研究生物量分配的重要手段之一，该理论认为植物生物量的分配最根本是受个体尺寸的制约，不同器官生物量的积累呈异速生长关系，若异速生长指数$\alpha=1$，表明两器官呈等速生长；若$\alpha\neq1$，则为异速生长[8]。环境条件的差异会改变植物生物量分配规律，并体现在生物量分配的异速生长指数的变化中，有学者指出，基于构建异速生长模型以探究生物量分配是目前最为有效的研究方法[9]。

沙漠化地区立地类型多样，如沙丘迎风坡风蚀强烈、背风坡沙埋严重、丘间地往往具盐渍化特征等[10-11]，因此，在局域尺度上，沙漠化土地的环境条件具有显著的空间异质性，沙丘生境的差异是否影响生物量分配有待探究。同时，在以往研究中，荒

收稿日期：2024-06-23； **修订日期**：2024-12-10
基金项目：内蒙古自治区科技计划项目（2023YFHH0068）；国家自然科学基金项目（31700439，U23A2014）；内蒙古自治区“五大任务”研究专项（NCXWD2472）
作者简介：王岳（1989-），男，博士，副教授，主要从事沙区资源高效利用等方面研究. E-mail: wyue@imufe.edu.cn
289－298页

漠植物地上和地下生物量、繁殖和营养生物量间的权衡中均得到充分探讨，然而，作为光合固碳功能实现的主要部分[12]，植物地上叶片（固碳）生物量和茎（机械支撑和水力通道）生物量间的关系却少有探究，影响了对荒漠植物环境适应性的理解[13-15]。

沙柳（*Salix psammophila*）是毛乌素沙地的优势灌木，具有抗风沙、抗旱耐盐、生长迅速、根系发达和固沙保土力强等特点，在沙区各个地貌类型上均有分布，是中国北方防风固沙的优良树种和沙区典型的能源树种[9,16]。沙柳地上部分由根茎分蘖萌发的丛生枝簇生构成，称为丛生枝，丛生枝生物量的积累与分配关系对防风固沙、生物质资源开发等有着重要影响[17]。诸多学者先后开展了沙地环境、林分密度等对沙柳生物量生产的影响研究，然而沙柳生物量不同器官间的分配关系及对环境因子的响应研究鲜见报道。

因此，本文以不同沙区立地类型的沙柳为材料，分析丛生枝尺寸特征、茎、叶生物量积累和分配随尺寸的变化规律，同时结合不同立地类型的土壤因子调查，建立沙柳丛生枝生物量积累和分配与环境因子间相关关系，以期从沙柳丛生枝生物量分配的角度揭示沙柳对生态环境因子的适应性调节机制。该研究一方面为沙生植物生物量分配和适应性策略研究丰富数据积累，另一方面为毛乌素沙地沙柳林的抚育管理与开发利用提供理论依据。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

本研究在北京林业大学水土保持学院宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站（37.68°~37.73°N、107.20°~107.26°E）进行，研究站地处毛乌素沙地南缘，属于典型的温带大陆性季风气候，由于常年受西风环流的影响，气候干旱少雨、风大沙多、蒸发强烈，无霜期128 d，平均风速2.8 m·s^{-1}，年均气温7.8 ℃，年降雨量275 mm，年平均蒸发量1273.31 mm，年平均大风日数45.8 d，年平均沙尘暴日20.6 d。地貌主要以沙丘及丘间地相间分布，土壤类型以风沙土为主，结构松散。该地植被以油蒿（*Artemisia ordosica*）、沙柳、柠条（*Caragana korshinskii*）为主要建群种，其中沙柳分布范围最为广泛。沙柳具有耐旱、耐寒、耐高温、耐沙压埋、抗风蚀等特征，因其根系扩展能力极强，地下根系面积可达地上冠层面积的3倍以上[9]，因此，可以在流动沙地迅速扩张，成为半干旱毛乌素沙区分布最广的适生灌木之一[8]。

1.2 实验设计与项目测定

于2021年生长季末期，选取以沙柳为建群种、植被覆盖度60%左右的3个天然植被沙丘为研究样地。样地为1980年人工扦插沙柳植被，后未经历人工干扰。沙丘样地划分迎风坡、背风坡、丘间地以及平坦沙地（远离沙丘的平坦地形）4种典型立地类型，每种类型设置3块20 m×20 m样地，共12块样地。对样地中的沙柳灌丛进行每木检尺，测量其株高和冠幅，记录丛生枝数量，共计测定154株。

调查得到沙柳灌丛平均密度为450±50株·hm^{-2}，平均株高3.15±0.37 m，平均冠幅8.91±0.45 m^2。根据样地调查资料，选定分级标准木，采用收获法测量标准木生物量。在收获过程中测量每株沙柳所有丛生枝的丛生枝基径（D）、枝长（L），将茎、叶分别装入牛皮纸袋后带回实验室于85 ℃下烘至恒重称量（0.01 g），得到茎生物量（B_s）、叶生物量（B_l）、总生物量（B_0）。

为防止由于一次性采样造成的数据误差，于降雨后2 d、5 d分别进行一次土壤采样。每个样地采用五点取样法进行土壤取样，用土钻法分层取0~20 cm、20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm和80~100 cm 5个层次的土壤样品，共计300个土壤样品，带回室内测定土壤含水率和速效氮、磷含量。

1.3 数据处理

采用单因素方差分析（One-way ANONA）对比不同地形下丛生枝基径、枝长形态特征和生物量差异。

采用异速生长幂函数模型，建立沙柳丛生枝器官生物量与基径的异速生长关系，探明随个体生长的生物量积累规律；建立沙柳丛生枝茎、叶器官生物量间的异速生长关系，探明茎、叶生物量随个体生长的分配规律。异速生长幂函数模型形式为$Y=\beta M^{\alpha}$，通过标准主轴回归（Standardized Major Axis, SMA）得出异速生长指数α与异速生长常数$\log\beta$[18]。其中：Y、M分别代表用于建立模型的两种变量，若$\alpha=1$，则表明Y与M间为等速生长关系；若$\alpha>1$或者$\alpha<1$，则表明Y与M间为异速生长关系；$\alpha>1$意味着Y增长速度大于M，$\alpha<1$意味着Y增长速度小于M。

基于异速生长分析结果,进一步对不同立地类型下异速生长指数α进行主轴漂移检验,以探究不同立地类型间生物量积累和分配的差异[19-20]。

采用皮尔逊相关分析法分析环境因子与丛生枝生物量、异速生长指数α间的相关关系,以探究影响生物量积累及器官组织间生物量分配的环境因素。

One-way ANONA 分析、相关性分析采用 SPSS Staistics 22 进行处理,SMA 回归、主轴漂移检验和等速生长检验采用软件 R 3.5.1 SMATR(R Development Core Team, 2022)进行计算。

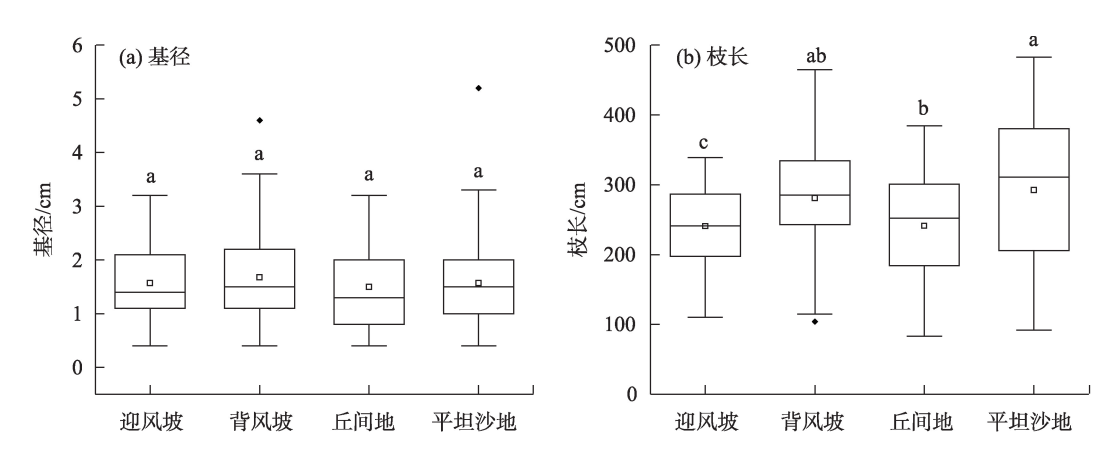
2 结果与分析

2.1 沙柳丛生枝形态参数与生物量基本特征

4种立地类型的沙柳丛生枝基径均值(mean±SD)分别为迎风坡1.57±0.73 cm、背风坡1.67±0.91 cm、丘间地1.50±0.803 cm、平坦沙地1.57±0.86 cm。4种立地类型的沙柳丛生枝基径离散程度差异不大,均值无显著差异(P>0.05),50%的枝条基径集中在1.0~2.0 cm间,其中迎风坡和背风坡丛生枝基径数据呈下偏态分布(图1a)。

不同立地类型下的丛生枝枝长均值具有显著差异(P<0.05),表现为平坦沙地枝长最长,迎风坡枝长最短,4种立地类型的沙柳丛生枝枝长均值(mean±SD)分别为:迎风坡240.77±53.13 cm、背风坡281.18±84.16 cm、丘间地241.25±74.45 cm、平坦沙地292.52±102.89 cm。其中平坦沙地枝条长度变异性最大,约50%枝条长度分布在200~400 cm之间;迎风坡丛生枝枝长数据最为集中,约50%枝条长度集中于200~300 cm之间;各立地类型的丛生枝枝长数据均呈正态分布(图1b)。

经正态性检验可得,4种立地类型的沙柳丛生枝茎、叶生物量数据均呈现显著的下偏态分布,即生物量在低值区域分布较为集中(图2)。



注:不同字母表示组间差异显著(P<0.05)。下同。

图1 各立地类型下沙柳丛生枝基径与枝长分布特征

Fig. 1 Characteristics of basal diameter and branch length of *Salix psammophila* branches

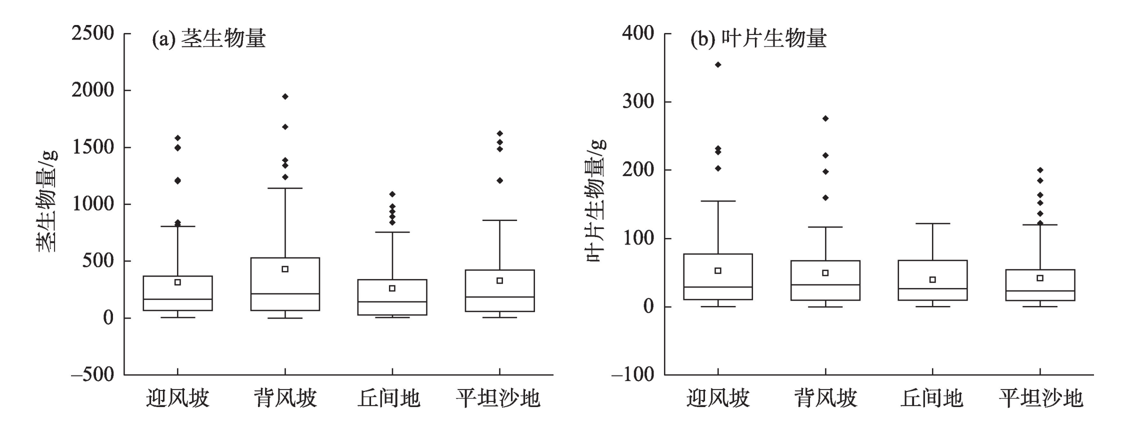


图2 各立地类型下沙柳丛生枝茎、叶生物量分布特征(分布箱线图)

Fig. 2 Biomass of *Salix psammophila* branches at each age in different sand areas

2.2 不同立地类型下沙柳丛生枝地上生物量积累和分配规律

沙柳丛生枝茎生物量、叶生物量以及总生物量随基茎的增大而积累明显(图3),采用幂函数分别拟合基径与茎生物量、叶生物量、总生物量的异速生长关系,发现各个立地类型的拟合决定系数均大于0.85,即该函数可以较好地模拟沙柳丛生枝生物量在随基径生长的变化规律。主轴漂移检验结果表明(表1),不同立地类型的沙柳丛生枝生物量与基径生长的幂函数指数差异显著(P<0.05),总生物量-基径的异速生长指数α表现为背风坡显著大于迎风坡和丘间地(P<0.05),茎干生物量-基径的异速生长指数α在不同立地类型间没有显著差异(P>0.05),叶片生物量-基径的异速生长指数α也表现为背风坡显著大于迎风坡和丘间地(P<0.05)。该结果证明环境条件会影响叶片生物量的积累速率,进而影响地上总生物量积累速率。

由图4可以看出,随着沙柳丛生枝基径的增大,分配到茎的生物量比例逐渐升高,其中丘间地沙柳丛生枝基径从0.59 cm增加到3.01 cm,茎生物量分配比例从79.4%上升到92.0%,升高幅度为15.9%;迎风坡、背风坡和平坦沙地的茎生物量也随着基径增大略有升高,升高幅度平均为7.0%。与此同时,叶片生物量的分配比例逐渐降低,其降低幅度与茎生物量增加幅度一致。该结果表明,随着丛生枝的生长、基径的增加,在各种环境条件下茎生物量分配均增加,环境条件的改变不会影响这一基本趋势和规律;然而,茎生物量比例增加幅度在不同立地

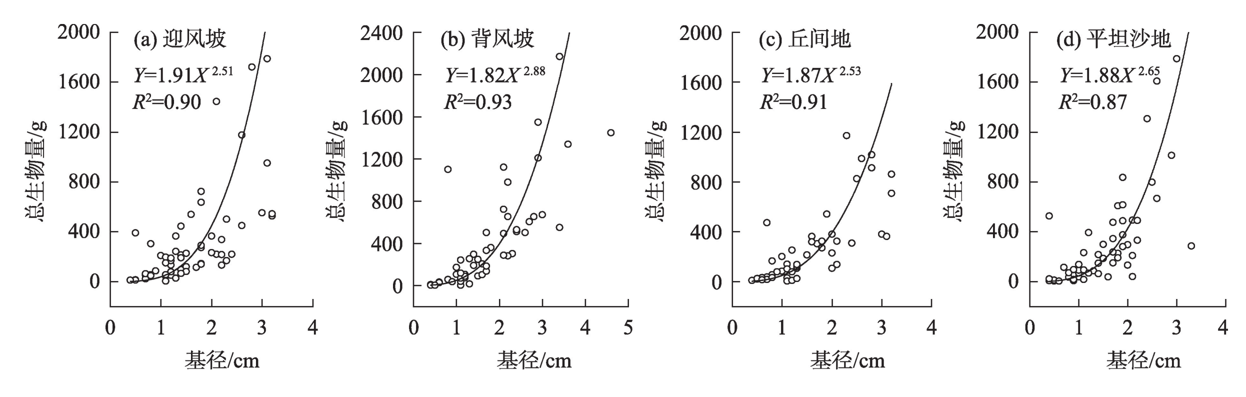


图3 各立地类型沙柳丛生枝地上生物量与基径的关系

Fig. 3 Correlation of above-ground biomass and basal diameter for *Salix psammophila* under different site type

表1 不同立地类型的沙柳丛生枝生物量-基径之间的异速生长检验以及主轴漂移检验

Tab. 1 Allometric relationships, allometry test, and test of the common slope between biomass and basal diameter for *Salix psammophila* under different site type

参数	微环境	异速生长检验				主轴漂移检验			
		α	logβ	R^2	P	迎风坡	背风坡	丘间地	平坦沙地
$Y=B_0$ $X=D$	迎风坡	2.51	1.91	0.90	<0.01	1			
	背风坡	2.88	1.82	0.93	<0.01	*	1		
	丘间地	2.53	1.87	0.91	<0.01	*NS*	*	1	
	平坦沙地	2.65	1.88	0.87	<0.01	*NS*	*NS*	*NS*	1
$Y=B_s$ $X=D$	迎风坡	2.32	1.69	0.88	<0.01	1			
	背风坡	2.64	1.62	0.92	<0.01	*NS*	1		
	丘间地	2.58	1.61	0.93	<0.01	*NS*	*NS*	1	
	平坦沙地	2.61	1.68	0.88	<0.01	*NS*	*NS*	*NS*	1
$Y=B_l$ $X=D$	迎风坡	2.91	0.97	0.66	<0.01	1			
	背风坡	3.01	0.83	0.78	<0.01	*	1		
	丘间地	2.37	1.08	0.65	<0.01	*NS*	*	1	
	平坦沙地	2.56	0.94	0.72	<0.01	*NS*	*NS*	*NS*	1

注:*代表在0.05水平显著;**代表在0.01水平显著;*NS*代表不显著。下同。

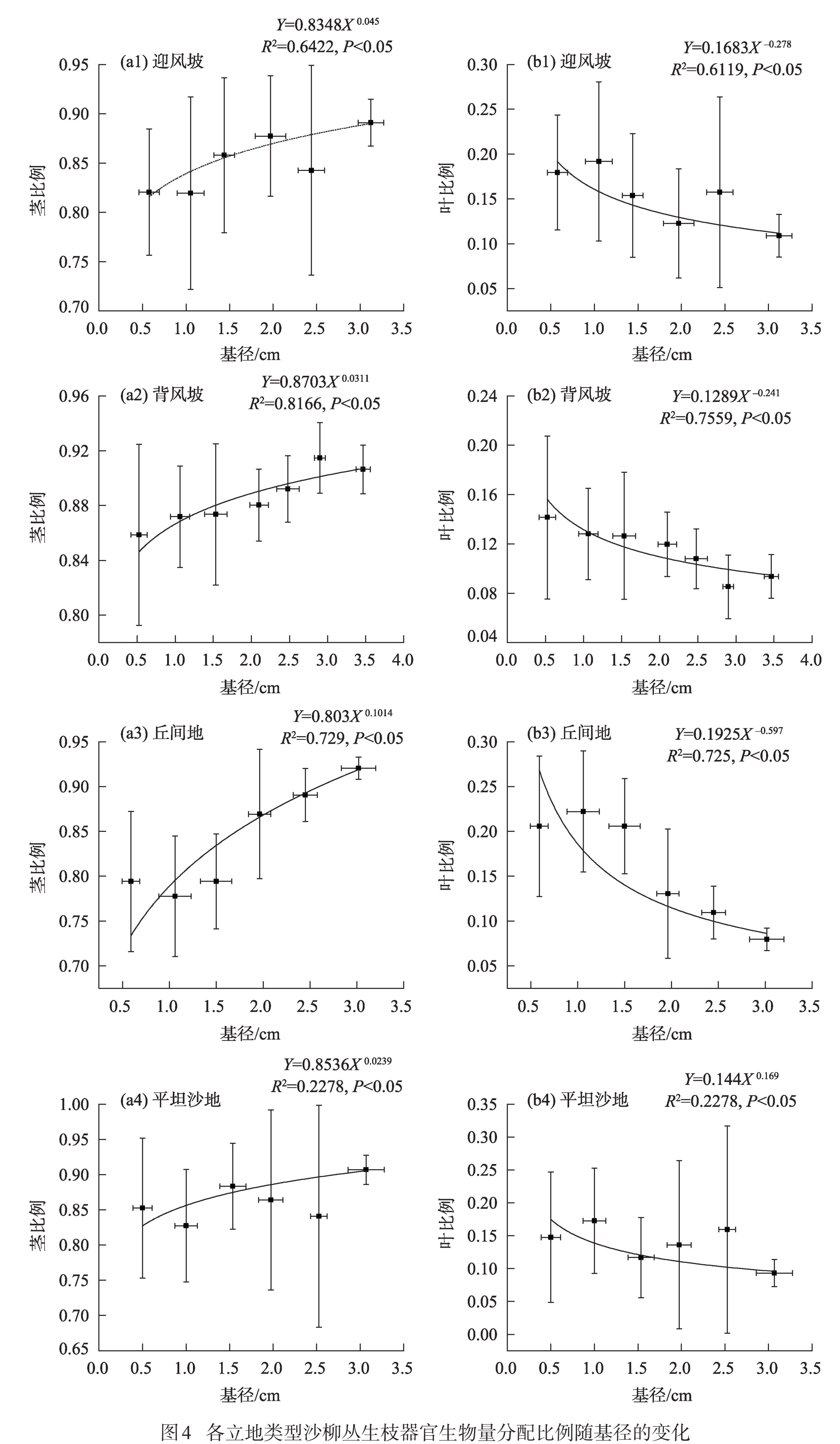


图4 各立地类型沙柳丛生枝器官生物量分配比例随基径的变化

Fig. 4 Regression results of biomass allocation ratio and basal diameter of branches and organs of *Salix matsudana* in different site types

类型下表现出差异，即植物会通过调节生物量分配比例来实现植物对不同环境条件的适应。

2.3 不同立地类型下沙柳丛生枝器官间的异速生长关系

茎、叶生物量之间的异速生长关系如图5所示，经过主轴漂移检验可知，茎-叶生物量之间的异速生长指数α在4种不同立地类型间存在显著差异（表2），即不同立地类型下，沙柳丛生枝的生物量分配发生了改变。

在沙丘迎风坡与背风坡，B_l与B_s之间呈等速生长关系（P>0.05），表明在该地形条件下，叶和茎的异速生长关系随植物的生长而趋于稳定；在丘间地和平坦沙地，B_l-B_s的异速生长指数显著小于1.0（P<0.01），即相对于叶片而言，茎干的生物量增长速率更快。

基于主轴漂移检查结果，比对不同立地类型下异速生长指数是否具有显著差异，结果表明，在沙丘迎风坡和背风坡，沙柳叶生物量分配显著高于丘间地和平坦沙地。

2.4 土壤因子对沙柳生物量及其分配的影响

由图6可知，土壤含水率在不同立地类型间表现出显著差异（P<0.05），而速效养分含量在不同立地类型间差异不显著（P>0.05，故图中不予标注多重比较结果）。在0~60 cm的土壤深度范围内，平坦沙地和迎风坡的土壤含水率高于背风坡和丘间地（P<0.05）；60~100 cm土壤深度范围内，丘间地和平坦沙地的土壤含水率极显著地低于沙丘迎风坡和背风坡（P<0.01），该结果表明，深层土壤含水率是不同立地类型下最主要的环境条件差异因子。该土壤含水率结果与传统对沙丘含水率分布的认知有所不同，本研究通过多次取样反复确认了该结果，故非实验误差。究其原因可能与丘间地和平坦沙地植被覆盖度高、结皮发育有关。

表3显示了土壤含水率与速效氮、磷含量与叶-茎异速生长指数α之间的相关关系，结果表明，速效养分含量与指数α之间无显著相关性，养分有效性的影响在沙柳生长分配方面表现出显著影响。土壤全剖面含水率以及深层土壤含水率与叶片-茎干异速生长指数α显著相关。即植物生物量取决于土壤整体含水率，但深层含水率直接影响了植物的生物量分配。表明水分无论在沙柳植株整体生长还

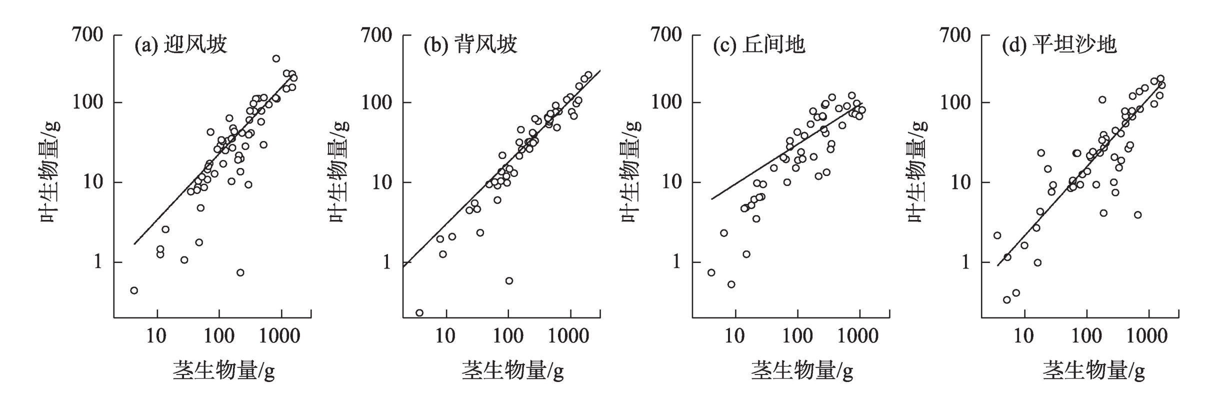


图5 各立地类型下沙柳丛生枝茎-叶生物量的异速生长关系

Fig. 5 Allometric relationship between leaf biomass and stem biomass for *Salix psammophila* branch under different site types

表2 不同立地类型的沙柳丛生枝茎-叶生物量之间的异速生长检验以及主轴漂移检验

Tab. 2 Allometric relationships, allometry test, and test of the common slope between different modules biomass of *Salix psammophila* under different site types

参数	地形	异速生长模型拟合结果			等速生长检验	主轴漂移检验			
		α	logβ	R^2	P	WS	LS	DI	SL
$Y=B_l$ $X=B_s$	迎风坡	0.96	0.19	0.72	0.25	1			
	背风坡	1.05	0.09	0.88	0.13	*NS*	1		
	丘间地	0.82	0.43	0.81	<0.01	**	*	1	
	平坦沙地	0.81	0.34	0.71	<0.01	**	*	*NS*	1

注：WS代表迎风坡；LS代表背风坡；DI代表丘间地；SL代表平坦沙地。

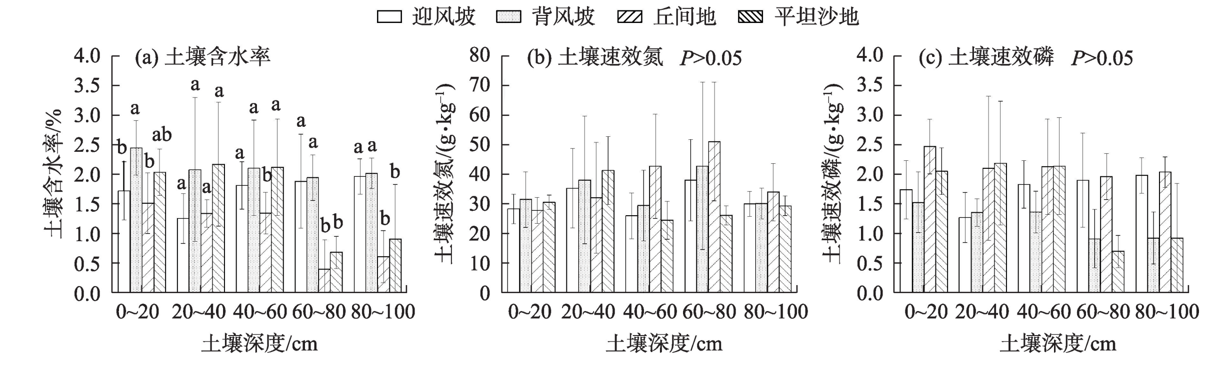


图6 各立地类型下土壤分层含水率和速效氮、速效磷含量

Fig. 6 Layered soil moisture and available nutrient content under four different microtopography

表3 土壤性质与分配特征的相关系数

Tab. 3 Correlation coefficients between soil characteristics and allometric index of B_l-B_s

指标	土壤深度/cm	含量	叶片-茎干异速生长指数α	相关性检验
土壤含水率/%	0~20	2.48±0.04		1.09
	20~40	1.84±0.07		0.47
	40~60	1.43±0.09		0.89
	60~80	0.91±0.11		0.03*
	80~100	0.42±0.03		0.02*
土壤速效磷/(g·kg^{-1})	0~20	2.365±0.891		1.24
	20~40	2.485±0.120		1.81
	40~60	1.762±0.173	0.654	2.87
	60~80	0.148±0.059		3.46
	80~100	0.187±0.078		1.98
土壤速效氮/(g·kg^{-1})	0~20	50.245±0.215		2.55
	20~40	41.147±1.037		1.86
	40~60	38.265±1.857		3.07
	60~80	24.344±1.664		2.69
	80~100	27.068±2.078		4.28

注:*代表$P<0.05$的显著性。

是器官分配方面,均为明显的限制因子。

3 讨论

3.1 沙柳丛生枝生物量及分配规律随生长发育的动态变化

在特定的环境中,个体尺寸是限制和影响植物个体生长发育过程中生物量积累和分配的主要内部因子[20]。伴随沙柳丛生枝的增大,茎、叶各构件生物量及个体总生物量均不断积累,总生物量中分配到茎的比例增加,分配到叶的比例下降(图4)。该结果与陈国鹏等[8]在沙柳丛生枝异速生长关系与数量动态研究中所得到的结果相一致。其原因推测可能是小个体植株由于高度低,水分运输阻力小,叶片生长和数量不受限制,故叶片扩展速率高;随着个体尺寸不断增加,植株水分从根系运输到叶片所需克服的水势梯度增大,故输水效率成为了限制植株生长的主要因子,个体资源分配向丛生枝茎干生物量增加[21]。这一推断也可以从本研究中丛生枝基径和枝长的异速生长关系得到验证(表4),*L*-*D*间异速生长指数为0.61,即长度生长速率远远低于径向生长速率,该结果表明,随着植株生长发育,有利于提高输水速率的丛生枝径向生长加快,而导致输水阻力增大的枝长生长减缓。*L*-*D*的异速生长结果进一步解释了植物随生长发育的茎生物量比重增加的原因,即在沙区为了维持输水能力植物会增加茎生物量的分配。这一沙柳丛生枝随个体生长而减少叶片生物量、增加茎生物的基本规律在各种立地类型下均适用(表4)。

表4 沙柳丛生枝枝长-基径形态参数之间的异速生长检验

Tab. 4 Allometric relationships, allometry test between basal diameter and branch lenghth of *Salix psammophila*

参数		异速生长模型拟合结果			异速生长检验
		α	$\log\beta$	R^2	P
$Y=L$	$X=D$	0.61	2.31	0.70	<0.01

3.2 沙柳丛生枝生物量和分配规律的立地类型差异

在自然生境中,植物生长所需的资源如水、土壤养分等因立地类型不同而产生差异[22]。为了获得生存所需的必要资源,植物会通过调整器官组织间的生物量分配对环境条件的异质性做出反应[23-24]。采

用异速生长分析植物随生长的生物量分配的可塑性,可以更好地揭示植物对环境的适应机制。本研究中丘间地和平坦沙地的叶-茎生物量异速生长指数α显著低于沙丘迎风坡和背风坡(表2),即沙柳丛生枝器官生物量间异速生长关系随环境条件的变化展现出可塑性特点,该结论与She等[25]对沙生灌木的研究结果一致。

土壤含水率可以在一定程度上解释本研究中叶-茎生物量异速生长指数α的差异性。本研究中,4种立地类型的土壤含水率尤其是深层含水率(60~100 cm)差异性显著(图6),且通过相关分析结果可知,土壤全剖面含水率与丛生枝生物量显著正相关,而深层土壤含水率与叶-茎生物量异速生长指数α显著正相关(表3),即土壤全剖面含水率的增加,有助于促进沙柳丛生枝地上生物量的积累;但深层含水率直接影响了沙柳丛生枝的资源分配策略,深层土壤含水率越高则沙柳丛生枝叶片的生物量分配比例越高。本研究中,丘间地和平坦沙地的深层土壤含水率显著小于沙丘迎风坡和背风坡,其中沙柳丛生枝的叶-茎异速生长指数α显著小于迎风坡和背风坡($P<0.05$),即该区域内,沙柳生物量分配向茎干增加,茎干的比例增加有助于提升水分的运输能力,帮助沙柳适应低含水率的土壤环境[26]。

丘间地和平坦沙地深层土壤含水率较低的原因可能与区域植被覆盖度高、结皮发育有关。丘间地和平坦沙地地表形成的生物结皮大量截留降水,使得深层土壤水难以得到补充[26-27]。而沙柳的根系主要分布于地下60~100 cm,故深层土壤含水率的降低直接影响沙柳根系的水分吸收[28],表现为丘间地和平坦沙地叶生物量比例低于沙丘迎风坡和背风坡。在以往研究中,土壤含水率也已被证明是影响沙生灌木生物量积累的主导因子[29-30],但分层含水率对生物量分配的影响,在本研究中也得到验证[31]。

所以,土壤含水率是影响毛乌素沙区沙柳人工林长势和生物量分配特征的主要原因,水分条件越差的立地类型条件,沙柳初级生产力越低,且用于光合生产的叶生物量投资比例越小,而倾向于增加具有水分吸收和运输功能的植物组织生物量。基于此研究结果,未来可以通过人工手段调节种群年龄结构、增加土壤入渗等,以改变立地水分条件,从而调整沙柳种群的生长状况。

4 结 论

(1) 随着个体的生长发育,沙柳丛生枝茎生物量增速大于叶生物量。

(2) 沙柳丛生枝生物量分配在不同立地类型间差异显著,表现为沙丘的叶生物量比例高于丘间地和平坦沙地。

(3) 土壤含水量是沙柳生物量分配的主要影响因子,其中60~100 cm的深层土壤含水率对生物量分配影响最为显著。

参考文献(References):

[1] Xu W, Wan S. Water and plant mediated responses of soil respiration to topography, fire, and nitrogen fertilization in a semiarid grassland in North China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40: 679-687.

[2] Liu W, Xu W, Hong J, et al. Interannual variability of soil microbial biomass and respiration in responses to topography, annual burning and N addition a semiarid temperature steppe[J]. Geoderma , 2010, 158: 259-267.

[3] Suter M. Reproductive allocation of care flava reacts differently to competition and resources in designed plant mixture of five species [J]. Plant Ecology, 2008, 201: 481-489.

[4] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 等. 科尔沁沙地70种草本植物个体和构件生物量比较研究[J]. 干旱区研究, 2009, 26(2): 54-59. [Li Xuehua, Li Xiaolan, Jiang Deming, et al. Acomparative study of the individual biomass and modular biomass of 70 herbaceous species found in the Horqin Sandy Land[J]. Arid Zone Research, 2009, 26(2): 54-59.]

[5] Wijk M T V, Williams M, Gough L, et al. Luxury consumption of soil nutrients: A possible competitive strategy in above-ground and belowground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation?[J]. Journal of Ecology, 2003, 91: 664-676.

[6] Schrader J A, Gardner S J, Graves W R. Resistance to water stress of *Alnusmaritima*: Intraspecific variation and comparisons to other alders[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53: 281-298.

[7] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants[J]. Science, 2002, 295: 1517-1520.

[8] 陈国鹏, 赵文智, 何世雄, 等. 沙柳丛生枝生物量最优分配与异速生长[J]. 中国沙漠, 2016, 36(2): 357-363. [Chen Guopeng, Zhao Wenzhi, He Shixiong, et al. Biomass allocation and allometric relationship in aboveground components of *Salix psammophila* branches[J]. Journal of Desert Research, 2016, 36(2): 357-363.]

[9] Berger U, Hildenbrandt H, Grimm V. Age-related decline in forest production: Modeling the effects of growth limitation, neighborhood competition and self-thinning[J]. Journal of Ecology, 2004, 92: 846-853.

[10] Brown J F. Effects of experimental burial on survival, growth, and resource allocation of three species of dune plants[J]. Journal of Ecology, 1997, 85: 151-158.

[11] 高凯, 张丽娟, 于永奇, 等. 沙地土壤pH值、养分含量对地形变化的响应[J]. 水土保持通报, 2016, 36(1): 88-92. [Gao Kai, Zhang Lijuan, Yu Yongqi, et al. Effects of micro-topography on soil pH value, nutrient content in sandy land[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2016, 36(1): 88-92.]

[12] 李民青, 周乐, 王喜勇, 等. 7种荒漠木本植物枝干与叶片光合特征及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2023, 34(10): 2637-2643. [Li Minqing, Zhou Le, Wang Xiyong, et al. Stem and leaf photosynthesis of seven desert woody species and its influencing factors[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(10): 2637-2643.]

[13] King J S, Giardana C P, Pregitzer K S, et al. Biomass partitioning in red pine (*Pinusresinosa*) along a chronosequence in the Upper Peninsula of Michigan[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2007, 37: 93-102.

[14] 贾美玉, 李雪华, 吴忠铉, 等. 科尔沁沙地流动沙丘3种常见植物的空间分布格局与异速生长[J]. 应用生态学报, 2015, 26(10): 2953-2960. [Jia Meiyu, Li Xuehua, Wu Zhongxuan, et al. Spatial distribution pattern and allometric growth of three common species on moving sand dunes in Horqin Sandy Land, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(10): 2953-2960.]

[15] 海龙, 王晓江, 张文军, 等. 毛乌素沙地人工沙柳(*Salix Psammophila*)林平茬复壮技术[J]. 中国沙漠, 2016, 36(1): 131-136. [Hai Long, Wang Xiaojiang, Zhang Wenjun, et al. Stumping rejuvenation technology of *Salix psammophila* artificial shrubbery in the Mu Us Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2016, 36(1): 131-136.]

[16] 李阳, 裴志永, 秦伟, 等. 区域性皆伐抚育作业对沙柳林地土壤养分空间异质性的影响[J]. 科学技术与工程, 2016, 16(18): 161-165. [Li Yang, Pei Zhiyong, Qin Wei, et al. Regional clear cutting operation on soil nutrient of *Salix Psammophila* forest short-term disturbance characteristics[J]. Science Technology and Engineering, 2016, 16(18): 161-165.]

[17] Huang J, Zhou Y, Yin L, et al. Climatic controls on sap flow dynamics and used water sources of *Salix psammophila* in a semi-arid environment in Northwest China[J]. Environmental Earth Science, 2015, 73: 289-301.

[18] Niklas K J. Plant allometry: The Scaling of Plant Form and Process [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1994.

[19] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2004, 6: 207-215.

[20] Xiang S, Wu N, Sun S. Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: Allometric Scaling Analysis[J]. Trees, 2009, 23: 637-647.

[21] Gower S T, McMurtrie R, Murty D. Aboveground net primary production decline with stand age: Potential causes[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1996, 11: 378-382.

[22] Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology[M]. 5th ed. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, 2010.

[23] 张志永, 时忠杰, 张晓, 等. 浑善达克沙地不同地形的土壤物理性质和草本群落分布及其相关性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(1): 69-76. [Zhang Zhiyong, Shi Zhongjie, Zhang Xiao, et al. Soil physical properties and herbaceous community distribution in different microtopographies of Otindag Sandy Land and their correlation analysis[J]. Journal of Plant Resource and Environment, 2017, 26(1): 69-76.]

[24] Li S L, Zuidema P A, Yu F H, et al. Effects of denudation and burial on growth and reproduction of *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandland[J]. Ecologicol Research, 2010, 25: 655-661.

[25] She W, Bai Y, Zhang Y, et al. Plasticity in meristem allocation as an adaptive strategy of a desert shrub under contrasting environments[J]. Frontier in Plant Science, 2017, 8: 1933.

[26] Kiær L P, Weisbach A N, Weiner J. Root and shoot competition: A meta-analysis[J]. Journal of Ecology, 2013, 101: 1298-1312.

[27] 原鹏飞, 丁国栋, 王炜炜, 等. 毛乌素沙地降雨入渗和蒸发特征[J]. 中国水土保持科学, 2008, 6(4): 23-27. [Yuan Pengfei, Ding Guodong, Wang Weiwei, et al. Characteristics of rainwater infiltration and evaporation in Mu Us Sandland[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2008, 6(4): 23-27.]

[28] 张军红, 吴波, 杨文斌, 等. 不同演替阶段油蒿群落土壤水分特征分析[J]. 中国沙漠, 2012, 32(6): 1597-1603. [Zhang Junhong, Wu Bo, Yang Wenbin, et al. Soil moisture characteristics of *Artemisia ordosica* community at different succession stages in Mu Us Sandy Land[J]. Journal of Desert Research, 2012, 32(6): 1597-1603.]

[29] 艾绍水, 李秧秧, 陈佳村, 等. 陕北沙地3种典型灌木根木质部解剖结构及水力特性[J]. 应用生态学报, 2015, 26(11): 3277-3284. [Ai Shaoshui, Li Yangyang, Chen Jiacun, et al. Root anatomical structure and hydraulic traits of three typical shrubs on the sandy lands of northern Shaanxi Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(11): 3277-3284.]

[30] 卜崇峰, 刘国彬, 张文辉. 黄土丘陵沟壑区狼牙刺的生长特征研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(10): 1792-1797. [Bu Chongfen, Liu Guobin, Zhang Wenhui. Growth of characteristics of *Sophoraviciifolia* population in the hilly and gully region of Loess Plateau[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(10): 1792-1797.]

[31] 陈文思, 朱清科, 刘蕾蕾, 等. 陕北半干旱黄土区沙棘人工林的死亡率及适宜地形因子[J]. 林业科学, 2016, 52(5): 9-16. [Chen Wensi, Zhu Qingke, Liu Leilei, et al. Mortality and appropriate topographical conditions of seabuckthorn plantation in semi-arid region of Loess Plateau in North Shaanxi, China[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2016, 52(5): 9-16.]

Biomass allocation in *Salix psammophila* and the response to different site conditions in the Mu Us Sandy Land

WANG Yue[1,2,3], LIU Zhonghua[4], YU Minghan[4], HE Yu[5], HAO Lei[2,3], LIU Xueyao[2,3], AN Xiao[4]

(1. Anhui Tongyuan Environment Energy Saving Co., Ltd., Hefei 230000, Anhui, China; 2. School of Resources and Environmental Economics, Inner Mongolia University of Finance and Economics, Hohhot 010070, Inner Mongolia, China; 3. Resource Utilization and Environmental Protection Coordinated Development Academician Expert Workstation in the North of China, Inner Mongolia University of Finance and Economics, Hohhot 010070, Inner Mongolia, China; 4. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 5. Inner Mongolia Autonomous Region Water Conservancy Development Center, Hohhot 010020, Inner Mongolia, China)

Abstract: This study aimed to clarify the adaptability strategies of *Salix psammophila* to different environments from the perspective of resource allocation for the stable construction and sustainable management of *S. psammophila* plantations. *S. psammophila* plantations in four types of sites (windward slope, leeward slope, interdune land, and flat sand land) were surveyed in the Mu Us Sandy Land in Ningxia. The characteristics of the *S. psammophila* population, including morphological parameters like basal diameter, branch length, and stem and leaf biomass, were recorded. The effects of topography on the biomass accumulation and distribution between the *S. psammophila* organs were studied based on the allometric growth model. (1) With growth, *S. psammophila* tends to reduce the proportion of leaf resources and increase the proportion of stem resources. (2) The site factors significantly impact biomass and its distribution between the *S. psammophila* organs. The average biomass of branches in the dune (windward and leeward slopes) is significantly higher than that in the interdune land ($P<0.05$), and the allometric growth index of leaf-stem biomass is significantly higher in the dune than in the interdune and flat sand lands ($P<0.05$). (3) The main soil factor that affects biomass and its distribution between the *S. psammophila* organs is soil moisture. Soil moisture of the whole section (0−100 cm) determines the biomass, and soil moisture of the deep layer moisture content (60−100 cm) affects the biomass distribution trade-off between the stem and leaf. The biomass accumulation and allocation of *S. psammophila* displayed significant differences among different site types, and the effect of deep soil moisture on biomass allocation was more significant than that of full-profile soil moisture. In the future, artificial intervention can be adopted to satisfy the water requirement for *S. psammophila* growth and realize the stable development of the *S. psammophila* plantation population.

Keywords: Mu Us Sandy Land; *Salix psammophila*; biomass allocation; site type; allometric growth